

La croissance et le bourgeonnement du stolon chez les *Stolonifera*

(*BOWERBANKIA* [FARRE])

(Evolution du stolon et de la zoécie chez les Bryozoaires.)

PAR

PAUL BRIEN ET G. HUYSMANS

(Laboratoire de Biologie animale, Faculté des Sciences, Université libre de Bruxelles).

Le genre *Bowerbankia* créé par FARRE (1837, 5) et que HINKS (1880, 8) dans sa monographie classique des *British marine Polyzoa*, range, dans le groupe des *Vesiculariidae*, Cténostomates Stolonifera, dont la poche cardiaque stomacale est différenciée en gésier, comporte plusieurs espèces communes sur les côtes de l'Atlantique et de la mer du Nord. HINCKS en a donné la nomenclature explicative et descriptive.

L'espèce étudiée en cette note est *Bowerbankia pustulosa*. (ELLIS et SOL.) décrite en 1847 par JHONSTON (11) sous le nom de *Valkeria pustulosa*. Les colonies ont été recueillies à Roscoff (1).

Les zoécies oblongues, fixées par leur base rétrécie sur une légère et courte élévation pédonculaire du stolon, présentent outre les particularités spécifiques (JOHNSTON, 11 et HINCKS, 8), les caractères génériques que FARRE a donnés et représentés dans la planche XX de son Mémoire à propos de *Bowerbankia densa* = *Bowerbankia imbricata* (ADAMS et JHONSTON).

La colonie de *Bowerbankia* est dressée ; les stolons sont dichotomisés, robustes et transparents. Comme pour tous les Stolonifera en général, les Vesiculariidae en particulier, le stolon est divisé en entrenœuds séparés par des diaphragmes septaux ou nœuds. Les zoe-

(1) Nous remercions très vivement MM. les Professeurs Ch. PEREZ et M. MANIGAULT, pour l'amabilité avec laquelle ils nous ont permis d'obtenir ce matériel.

cies sont groupées dans la moitié supérieure des entrenœuds. Elles sont disposées en deux rangées parallèles qui se condensent à l'état adulte en un verticille légèrement hélicoïdal entourant le nœud ou septum supérieur. Les zoecies des verticilles basilaires meurent progressivement, mais au fur et à mesure qu'elles régressent, il s'en constitue de nouvelles au sommet. La colonie croît par l'extrémité apicale du stolon comme un végétal. Ainsi que l'ont décrit les auteurs, on voit surgir du centre du verticille de zoecies le plus élevé, une jeune pousse du stolon ; c'est-à-dire un jeune entrenœud. Celui-ci, tout en s'allongeant, bourgeonne des nouvelles zoecies disposées en deux rangées parallèles hélicoïdales et en ordre de croissance de la base au sommet ; les bourgeons inférieurs étant les plus avancés.

Le stolon ne s'accroît pas seulement par son extrémité, il se ramifie. De jeunes entrenœuds se forment latéralement. Les rameaux latéraux partent d'un entrenœud adulte, et immédiatement sous le septum supérieur de celui-ci. Ils paraissent donc sortir du centre du verticille de zoecies appartenant à cet entrenœud ; en fait ils sont formés du côté opposé à la rangée verticillaire des zoecies. Il arrive que le dernier entrenœud distal adulte se prolonge non pas par un seul entrenœud en croissance, mais par deux pousses bourgeonnantes. Le stolon se dichotomise. Plus souvent cependant, les jeunes pousses latérales ne sont pas du même âge que l'entrenœud stolonial du sommet. Elles naissent après lui, et peuvent apparaître soit au niveau du verticille de zoecies appartenant non à l'entrenœud distal, mais à l'avant-dernier, au pénultième ou à l'antépénultième, etc. Il en résulte que les rameaux n'ont pas nécessairement ni le même âge ni le même développement que le rameau principal.

*
* * *

Les fig. 1. A, B, 2 A, représentent de jeunes entrenœuds en croissance. Au fur et à mesure qu'ils s'allongent par le sommet, ils bourgeonnent des zoecies. Les bourgeons sont disposés en deux rangées parallèles et légèrement hélicoïdales, mais l'une est légèrement plus avancée que l'autre.

Les bourgeons des deux rangées ne sont donc pas disposés par paire, mais quelque peu décalés. Cette disposition correspond d'ailleurs à une légère différence dans le degré de développement des deux bourgeons correspondant au même plan transversal.

Le bourgeonnement se poursuivant en fonction de la croissance,

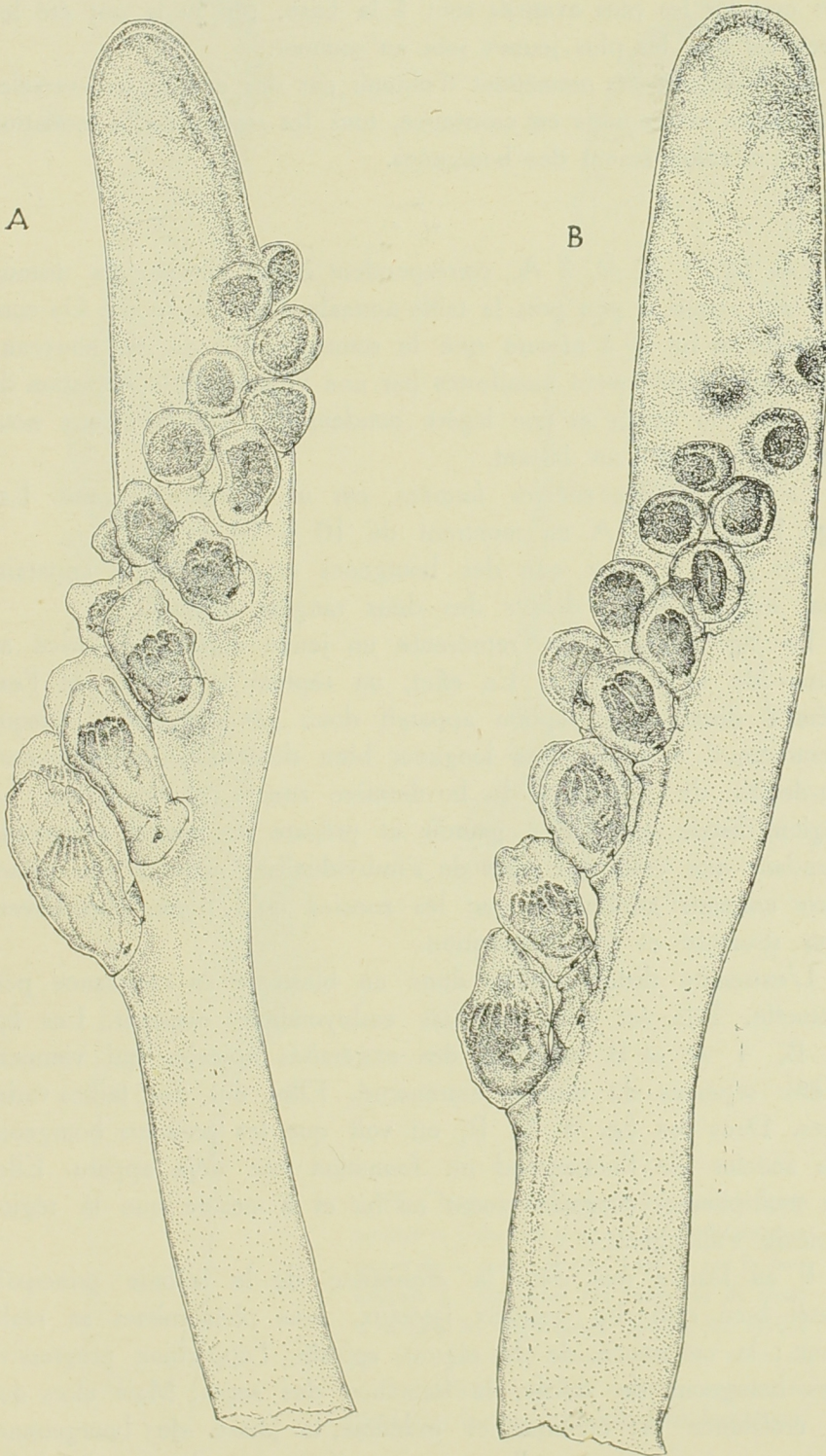


Fig. 1. A et B. — Deux entrenœuds stloniaux apicaux en voie de croissance et portant la double rangée hélicoïdale de bourgeons des zoécies (*Bowerbankia pustulosa*).

les cystides les plus avancés sont à la base, puisqu'ils ont été les premiers nés, les plus jeunes sont au sommet.

Ces particularités permettent d'obtenir par des coupes transversales de jeunes entrenœuds en croissance, tous les stades de la formation et du développement des bourgeons.

*
* * *

Les fig. 1 A, B, 2 A, correspondent à des entrenœuds distaux qui ont acquis à peu près la taille normale d'un entrenœud. On constate qu'au fur et à mesure que le sommet s'allonge, de nouveaux bourgeons apparaissent manifestés par une imperceptible élévation de la paroi du stolon et une légère condensation cellulaire que nous analyserons dans un instant.

Le nombre des zoécies formées par un entrenœud varie. Les fig. 1 A, B, 2 A en montrent de 10 à 14.

On peut observer que des bourgeons supplémentaires apparaissent légèrement en dehors des deux rangées normales.

La fig. 2 A, nous représente un jeune entrenœud arrivé au terme de sa croissance. En effet, un septum le sépare de l'extrémité distale. Le septum apparaît donc périodiquement, lorsque l'entrenœud a atteint une longueur bien déterminée, immédiatement au-dessus de l'ébauche de la dernière zoécie en formation. La région distale continue à grandir et prépare un nouvel entrenœud pendant que celui qui vient de s'individualiser acquiert ses caractères normaux adultes, et que les zoécies qu'il porte, parachèvent leur structure et leur disposition.

L'extrémité distale réalise donc un blastème en croissance perpétuelle. Elle est dans un état embryonnaire constant. Les fig. 2 B, 4 A et B montrent des extrémités apicales qui viennent d'être séparées du dernier entrenœud. Elles ont des tailles variables. Dans les fig. 4 A, B, on voit que les premiers bourgeons de zoécies de l'entrenœud en formation ont déjà apparu. Elles se multiplieront progressivement au fur et à mesure que la région apicale s'allongera.

Il en résulte que dans la croissance de la colonie principale aussi bien que des rameaux latéraux, trois phénomènes se réalisent : la croissance de la région apicale, l'apparition progressive des bourgeons de zoécie, la formation des septa. Mais alors que la croissance est continue et indéfinie, la phase de bourgeonnement est intermittente, elle ne se manifeste que lorsque la région

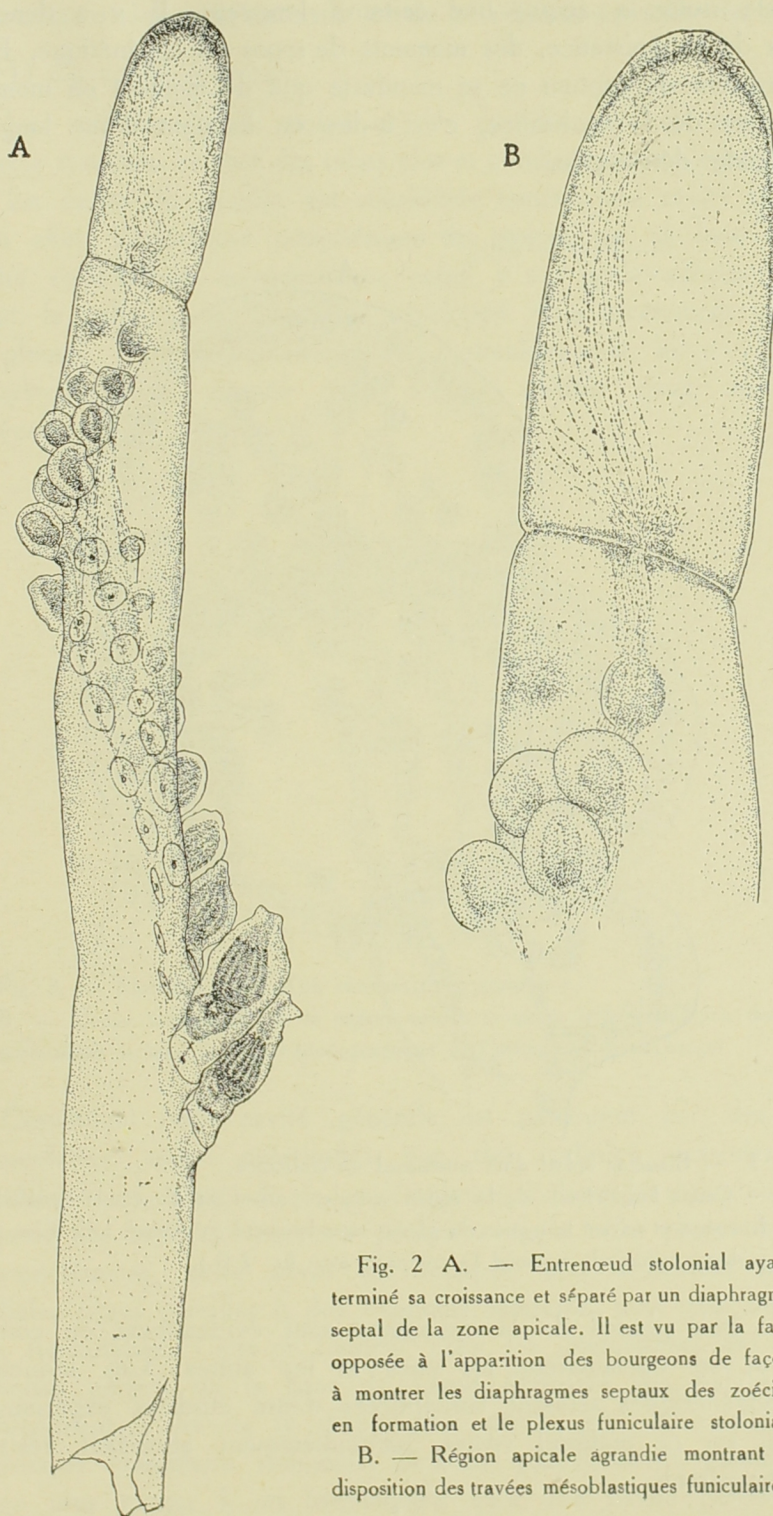


Fig. 2 A. — Entrecœud stolonial ayant terminé sa croissance et séparé par un diaphragme septal de la zone apicale. Il est vu par la face opposée à l'apparition des bourgeons de façon à montrer les diaphragmes septaux des zoécies en formation et le plexus funiculaire stolonial.

B. — Région apicale agrandie montrant la disposition des travées mésoblastiques funiculaires.

apicale isolée a acquis une certaine longueur. Il y a donc au cours de la croissance, des moments de repos blastogénétique. Enfin la formation du septum ne se manifeste que de moment en moment, au cours de la croissance, c'est-à-dire en fonction d'une longueur stoloniale déterminée.

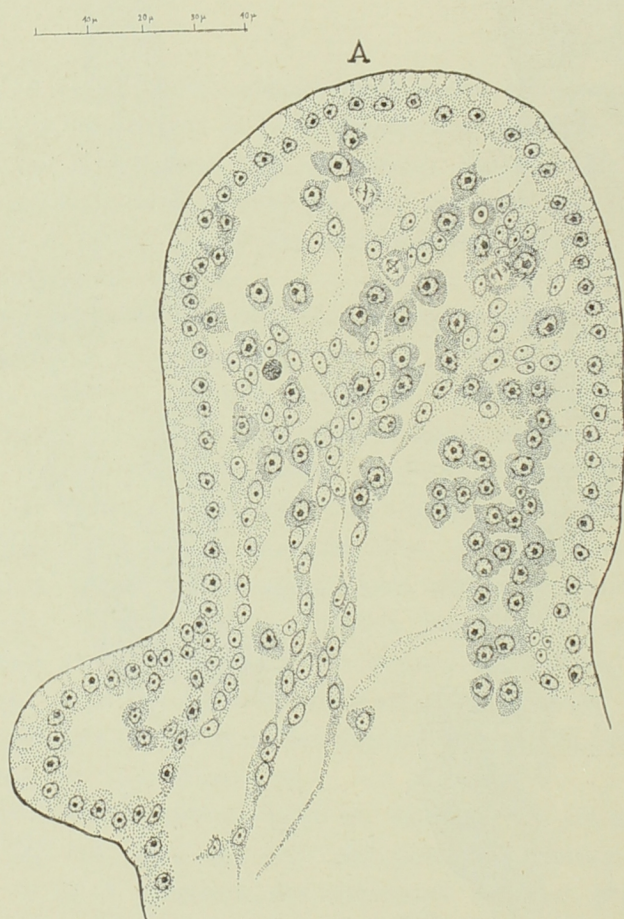


Fig. 3. — Blastème apical d'un entreeud en croissance.

A. — Coupe longitudinale de la région apicale, passant par l'ampoule cystidiale du dernier bourgeon et suivant la trainée du plexus mésodermique en contact avec l'ectoderme et qui prolonge le funicule stolonial (à comparer avec fig. 2 B.).

Ces trois phases de la croissance sont évidemment en corrélation et se déclenchent les unes et les autres. Ces inductions morphogénétiques seraient susceptibles d'être étudiées expérimentalement sur ce matériel vivant, particulièrement abondant, résistant et transparent.

*
* * *

Structure des entrenœuds et de la région apicale du stolon.

1) La cavité générale.

Les entrenœuds du stolon et les cystides des zoécies ont la même structure, ce sont des tubes clos et creux, ectomésodermiques.

La cavité du cystide est considérée comme une cavité générale. En effet, l'ectoderme périphérique est tapissé, sur sa face interne, d'un endothélium mésodermique pareil à une pariétoleure. D'autre part, le polypide est lui-même enveloppé d'un revêtement splanchnopleural. Cette disposition est particulièrement nette chez les *Phylactolémates*, comme cela a été montré dans un travail précédent (2).

B

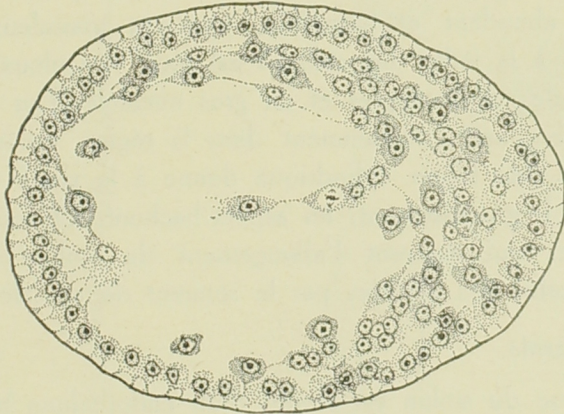


Fig. 3. — Blastème apical d'un entrenœud en croissance.

B. — Coupe transversale de la région apicale montrant la concentration des cellules mésoblastiques le long de la face blastogénétique de l'entrenœud en croissance.

Cependant cette cavité générale est parcourue par des fibres musculaires nues constituées par des cellules mésodermiques myoblastiques allant de la pariétoleure à la splanchnopleure. Le liquide de la cavité est un plasma sanguin. De plus, chez les *Gymnolémates*, cette cavité est occupée non seulement par des cellules libres pareilles à des éléments sanguins, mais par des tractus funiculaires. Ceux-ci forment chez les *Stolonifera*, des plexus étendus partant de la base de l'anse digestive des polypides, se prolongeant à travers le diaphragme septal, par la traînée mésodermique funiculaire stoloniale. Si bien que la cavité générale fait bien plus penser à un haemocoel qu'à une cavité générale.

2) Ectoderme.

L'ectoderme des entrenœuds et des cystides adultes est formé de cellules aplaties, sous-jacentes à la cuticule chitineuse et mince. Cet aspect peut-être observé dans la fig. 7 correspondant à la base d'un entrenœud, au niveau d'un diaphragme septal dont la formation est à peu près terminée.

Mais au fur et à mesure que l'on se rapproche de la zone de croissance et de la région en prolifération blastogénétique, l'ectoderme change d'aspect (fig 4, 5, 6.) Les cellules deviennent cubiques et cylindriques, notamment au niveau des bourgeons et à l'extrémité apicale. Les cellules sont vacuolaires, il est vrai. Ces vacuoles sont à la périphérie du cytoplasme, accolées à la chitine, qui est le produit de leur sécrétion. Cependant les cellules sont en division intense et présentent des caractères embryonnaires. Le cytoplasme est abondant et basophile, finement granuleux. Le noyau proportionnel à la taille des cellules est gros, vésiculeux ; il renferme de fins granules chromatiques et un gros nucléole. Les limites cellulaires sont plus nettes, notamment dans la région apicale et blastogénétique, et leur forme cylindrique donne à la paroi ectodermique vue à un faible grossissement, un aspect hachuré. Ce sont ces cellules ectodermiques qui assurent l'allongement du stolon par la région apicale, et celui des cystides par le sommet de ces derniers.

3) Mésoderme.

L'ectoderme du stolon est revêtu d'un endothélium très mince de cellules mésodermiques aplaties et très espacées. La cavité centrale est parcourue sur toute sa longueur par le funicule stolonial auquel viennent se joindre, au niveau de chacun des diaphragmes cystidiaux des zoécies, les funicules de tous les polypides.

Ainsi qu'on peut s'en rendre compte dans les dessins *in toto* (fig. 1, 2) : la traînée funiculaire stoloniale longe la paroi du stolon sur laquelle apparaissent les bourgeons et parallèlement au trajet hélicoïdal suivi par la double rangée des zoécies en formation.

Les cellules de ces funicules sont fusiformes, le noyau clair renferme un petit nucléole, elles sont plus ou moins réunies et condensées comme l'indique la fig. 7, représentant le funicule stolonial au niveau du diaphragme septal dont il sera question plus loin.

* * *

Mais dans la région apicale le mésoderme se présente tout

autrement. Les cellules y sont abondantes, plus grosses, plus basophiles ; leur noyau vésiculeux est parsemé de petits grains de chromatine et possède un nucléole. Elles sont en prolifération intense.

Les fig. *in toto*, laissent voir d'ailleurs la condensation très grande des cellules mésodermiques en cet endroit. Les fig. 3, A, B, pages 18

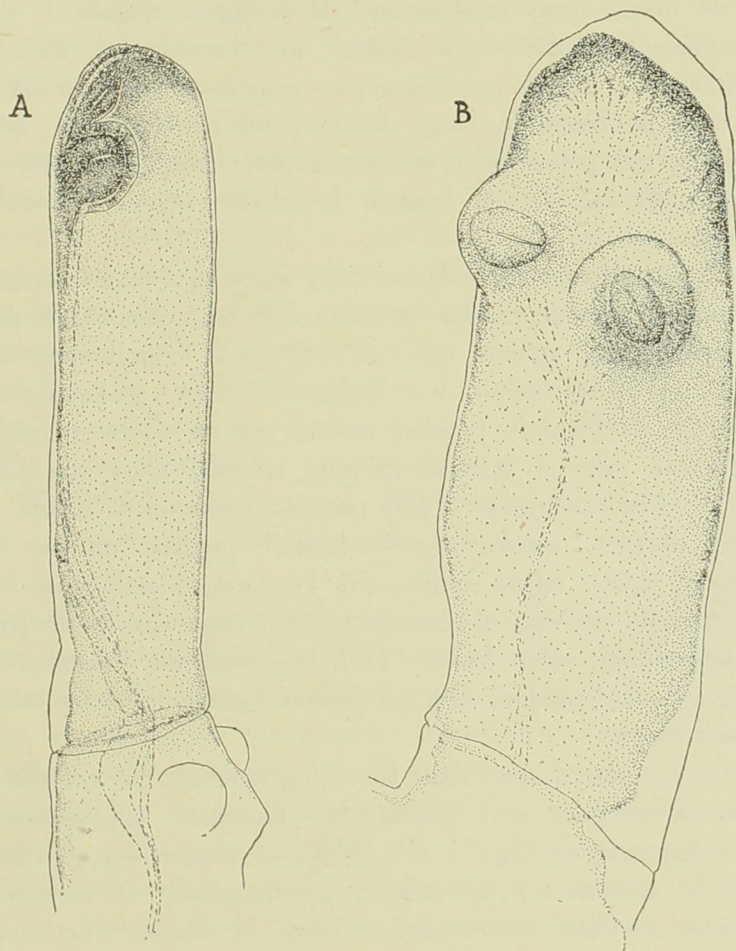


Fig. 4. — Région apicale en croissance portant les premiers bourgeons de la série de zoécies.

et 19, nous montrent respectivement une coupe transversale et une coupe longitudinale de la région apicale.

Les cellules mésodermiques fusiformes, étoilées, forment entre elles des tractus qui occupent la cavité centrale. Ces tractus nombreux et denses adhèrent étroitement à l'ectoderme.

Mais ainsi qu'on peut en juger par les préparations in toto, (fig. 1, 2,) et comme le montrent à l'évidence les coupes transversales (fig. 3, 4), les cellules mésodermiques sont plus condensées le long d'un côté de la paroi ectodermique. Les tractus y sont serrés et s'étendent le long de cette paroi pour venir, au niveau des premiers bourgeons, se confondre avec le funicule stolonial. Le funicule stolonial est donc le prolongement de ces travées de mésoderme embryonnaire de la région apicale. Il s'édifie constamment au fur et à mesure que l'entreœud s'allonge. L'orientation des tractus mésodermiques embryonnaires, apicaux, du sommet vers la base, le long de la paroi ectodermique de la zone apicale, suit précisément la zone à potentialité blastogénétique aux dépens de laquelle se forment les deux rangées hélicoïdales des bourgeons.

Le funicule stolonial se prolonge donc jusqu'au sommet du stolon par les tractus mésodermiques apicaux dont nous venons de parler et conséquemment, adhère en cet endroit à l'ectoderme. C'est bien ce qu'avaient décrit les auteurs et tout particulièrement JOLIET (1877, 10) qui le premier montra que ce tractus funiculaire stolonial n'était pas un système nerveux colonial ainsi que l'avait admis FRITZ MULLER. JOLIET (10) pour en contester la nature nerveuse, le décrit comme un "endosarc" prenant origine dans "l'endocyste" apical même, c'est-à-dire l'ectoderme embryonnaire de la région apicale en voie de croissance dont nous venons de parler. En d'autres termes, selon JOLIET (10), le mésoderme funiculaire serait d'origine ectodermique. CALVET admet aussi l'origine ectodermique du mésoderme.

Il est incontestable que dans la région apicale les cellules des tractus mésodermiques sont parfois très fortement appliquées aux cellules ectodermiques (fig. 3 A). Mais la région apicale est un blastème de croissance; les cellules ectodermiques et mésodermiques y sont à l'état embryonnaire. Elles se divisent activement. Conséquemment, la croissance du stolon est le résultat de la double activité embryonnaire des deux feuilletts ectodermiques et mésodermiques, ceux-ci étant délimités et morphogénétiquement indépendants depuis la larve, il n'est nullement nécessaire de supposer que l'un des deux dérive de l'autre, notamment que les cellules mésodermiques se forment aux dépens de l'ectoderme embryonnaire. C'est le point de vue de SEELIGER (1890, 18) et de LADEWIG (1900, 13). Cependant SEELIGER (18) n'est pas sans hésitation

à ce sujet car dans son texte il déclare qu'il ne serait pas impossible que certaines cellules quittent l'ectoderme pour constituer des cellules dans le mésenchyme.

Or plusieurs auteurs, RÖMER (1906, 17), HERWIG (1913, 9), qui après SEELIGER (18) ont repris le bourgeonnement à la fois chez *Bugula* et les *Alcyonidium*, sont plus catégoriques. Ils ont signalé dans la région du bourgeon en formation, des cellules ectodermiques émigrant dans la cavité générale pour y devenir des cellules mésodermiques, et des figures très suggestives illustrent leur description.

Tout en insistant sur l'activité propre des deux tissus, il ne nous est pas possible cependant d'écarter l'hypothèse de la migration de cellules ectodermiques dans la cavité générale, au niveau de la zone blastogénétique et dans la région apicale.

Rappelons tout d'abord que dans ces régions du stolon en voie de croissance les cellules ectodermiques et mésodermiques sont embryonnaires. Histologiquement elles ne se distinguent pas. De plus il est des cellules des tractus mésodermiques si intimement accolées aux cellules ectodermiques, qu'il est difficile de décider si elles appartiennent au mésoblaste ou si elles sont incluses dans l'épithélium ectodermique. Dans chaque coupe il est des figures qui peuvent s'interpréter dans les deux sens (fig. 3, A et B, 6 A, B et C).

D'autre part, dans le mésoblaste apical et dans la région blastogénétique des cellules mésoblastiques ont une allure particulière. Elles sont généralement plus basophiles, plus grosses. Tandis que les cellules mésoblastiques des tractus s'étirent et se rattachent les unes aux autres, celles-ci paraissent glisser soit le long de l'ectoderme, soit le long des tractus funiculaires. Elles s'observent bien dans la préparation correspondant aux fig. 3, 6. Nous les appelons par opposition aux cellules du futur funicule, des cellules migratrices. Nous les verrons se déplacer le long de l'ectoderme pour y former l'épithélium mésodermique périphérique du bourgeon du cystide. Ce sont elles aussi qui constituent peut-être les cellules migratrices sanguines de la cavité et qui, dans les entrenœuds adultes, s'encombrent d'inclusions comme les cellules rénales excretophores constituant les reins diffus d'accumulation, propres à certains animaux fixés, les Tuniciers notamment (AZEMA), fig. 7.

Or, de telles cellules mésoblastiques s'observent dans la paroi ectodermique, dans des positions telles qu'il est difficile de ne pas

admettre leur migration de l'épithélium ectodermique vers la cavité générale. Les fig. 5 A, B nous donnent, plus fortement agrandi, le rapport de ces cellules avec les cellules de l'ectoderme. Ces rapports peuvent s'interpréter comme si des cellules se déta-

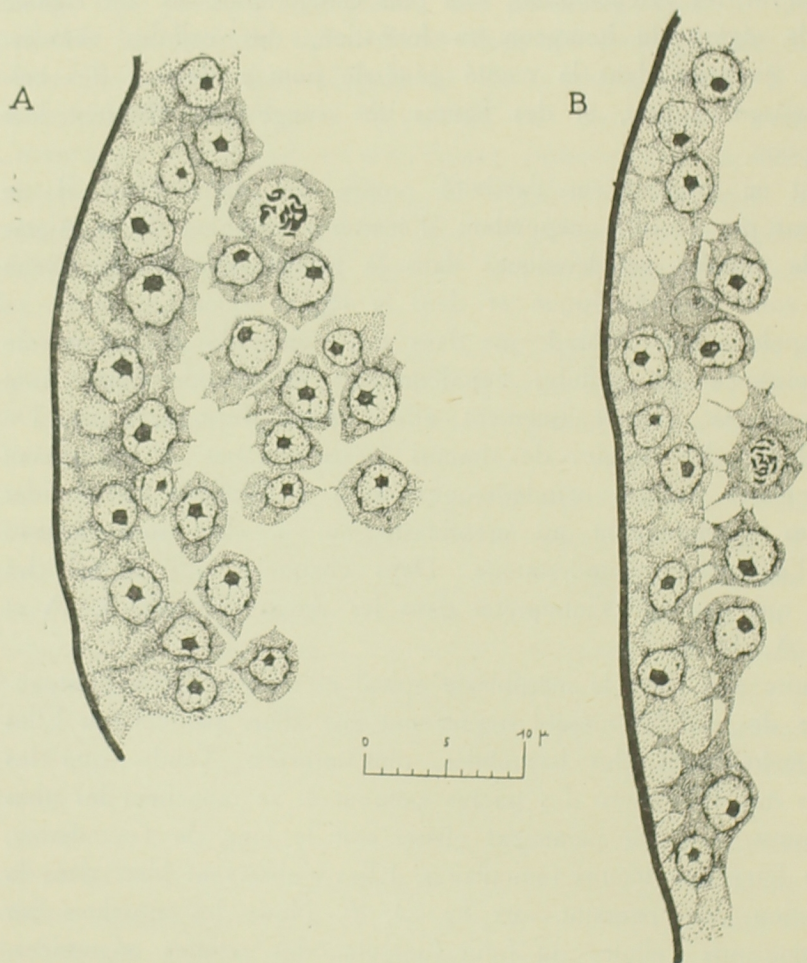


Fig. 5. — Coupe longitudinale montrant à un plus fort grossissement les contacts des cellules mésoblastiques et ectoblastiques, la formation des cellules mésoblastiques aux dépens de l'ectoderme, dans la paroi d'une région apicale (à comparer avec fig. 3 A).

chaient de l'ectoderme : à ce niveau, un espace vide se dessine dans l'épithélium ectodermique. D'autre part, elles ont des adhérences avec d'autres cellules nettement internes. Tout se présente bien comme s'il y avait migration de certaines cellules ectodermiques à un moment où ces cellules migratrices présentent une

modification nucléoplasmatique qui les rend plus grosses et plus basophiles que les autres cellules.

En conclusion, tout en soutenant l'activité propre des deux feuilletts mésodermique et ectodermique du blastème du stolon, on doit admettre que des cellules se détachent de l'ectoblaste embryonnaire des régions apicale et blastogénétique, pour participer à la constitution du mésoderme soit sous forme de cellules mésodermiques du funicule, soit sous la forme de cellules migratrices destinées à former l'épithélium périphérique des bourgeons ou à devenir des cellules migratrices sanguines et rénales.

Zone de croissance.

L'état embryonnaire des deux tissus ectodermiques du blastème apical et des régions blastogénétiques, se manifeste dans les préparations in toto, par l'intensité plus grande de la coloration au carmin en ces endroits.

D'autre part, si l'on réfléchit à la disposition du mésoblaste particulièrement dense le long de la paroi blastogénétique de la région apicale, ainsi qu'à la trajectoire hélicoïdale de celle-ci, il faut admettre que la croissance du blastème apical se réalise par une activité embryonnaire inégalement répartie. La croissance du blastème apical du stolon doit être elle-même hélicoïdale. La vérification de cet aspect de l'allongement du stolon pourrait être faite expérimentalement par la méthode des taches colorées selon la technique de VOGT.

Bourgeonnement.

Il fut montré précédemment (1936, 2) que la formation du bourgeon chez les Phylactolémates est essentiellement didermique. Ce dernier se constitue par la prolifération en un point blastogénétique des cellules ectodermiques. Celles-ci grossissent, reprennent leur état embryonnaire et constituent ainsi un petit massif que recouvre l'épithélium pariéto-pleural dont les cellules, au niveau du massif ectoblastique, se sont accrues tout en devenant basophiles. Si ces conclusions ne cadrent pas exactement avec les interprétations de BRAEM, du moins elles interprètent les dessins laissés par cet auteur et confirment en partie les observations de HERWIG (1913, 2) sur *Plumatella*.

Les nombreux travaux consacrés à la blastogénèse des Gymnolémates et qui se sont succédés depuis la dernière moitié du XIX^e siècle, en se corrigeant mutuellement, ont conduit à une conception analogue dans ce groupe de Bryozoaires et que confirment nos propres observations.

Ce sont surtout les Chilostomates et les Cténostomates qui ont servi de matériel à ces recherches.

H. NITSCHÉ (1870, 15), (*Alcyonella fungosa*, *Cristatella mucedo*) considérait le bourgeon d'origine exclusivement ectodermique (endocystes).

JOLIET (1877, 10) chez les *Membranipora pilosa*, *Eucratea*, *Beania*, *Vésicularia spinosa* (*Bowerbankia spinosa*), *Valkeria cuscuta*, décrit la formation du bourgeon aux dépens des cordons funiculaires. Dans une ampoule que soulèvent l'ectocyste, (cuticule) et l'endocyste (ectoderme) viennent s'accumuler les cellules granuleuses du cordon principal. La première ébauche du bourgeon serait due à la prolifération des cellules du rameau funiculaire, et ce n'est que secondairement que le bourgeon prend contact avec l'endocyste (ectoderme).

C'était là un autre argument de JOLIET (10) pour contester la nature nerveuse du cordon stolonial, puisque celui-ci formait à la fois, disait-il, les éléments reproducteurs aussi bien dans la reproduction asexuée que sexuée. Il faut dire que JOLIET (10) a tiré ses conclusions surtout de l'observation in toto sans employer des coupes microscopiques.

L'origine mésodermique du bourgeon fut aussi défendue plus tard par CALVET (1900, 3). Au point où se forme l'évagination correspondant au nouveau cystide de *Bugula sabatieri*, les cellules ectodermiques en prolifération donnent naissance aux cellules mésodermiques. Celles-ci forment le septum perforé en son centre. Mais de l'ébauche mésodermique septale, se détache vers la cavité cystidiale nouvellement délimitée, un massif qui donnera le bourgeon. Le massif blastogénétique se creuse d'une cavité, si bien que l'ébauche du bourgeon d'origine mésodermique devient une vésicule; les parois de celle-ci se disposent en deux feuillets: la vésicule mésodermique du bourgeon est alors didermique. CALVET (3) admet cette conception de la formation du bourgeon à la fois pour les bourgeons issus de l'oozoécie larvaire et pour les bourgeons terminaux. D'autre part A. HADDON en 1883 (7), concluait dans son travail sur *Flustra carbasea* en déclarant que le bourgeon provenait des trois feuillets. Les observations de HADDON (7) sont cependant très confuses à ce sujet. Après avoir décrit, en utilisant des préparations in toto, les phases du développement du bourgeon chez *Flustra carbasea*, et l'absorption du corps jaune par le tube digestif du bourgeon, il signale une double origine de ce dernier. Il proviendrait du septum (fig. 14) ou serait une invagination de l'endocyste recouvert de mésoblaste (fig. 13). D'un point de vue théorique, et en considérant le polypide issu de la larve, il lui paraît nécessaire d'admettre, qu'en dépit

de la métamorphose de celle-ci, le polypide doit être constitué des feuillettes propres à l'édification des différents organes, c'est-à-dire que dans un bourgeon, l'*épiblaste* donnerait la gaine tentaculaire, les tentacules et l'œsophage, l'*hypoblaste*, le feuillet interne de l'estomac et de l'intestin et le *mésoblaste* entourant le polypide.

Ces conclusions n'ont cependant aucune base objective. Mais d'après les observations les plus nettes de cet auteur ainsi que nous l'avons rappelé plus haut, le bourgeon proviendrait d'une invagination ectodermique revêtue du mésoderme.

C'est O. SEELIGER (1890, 18) qui a le mieux montré l'origine didermique (ectomésodermique des bourgeons) notamment sur les *Bugula avicularia*. Cependant cet auteur a décrit la formation du bourgeon comme une invagination de cellules ectodermiques en prolifération, invagination qui sera recouverte par des cellules mésenchymateuses du voisinage.

Cette invagination est particulièrement représentée par les fig. 6, 7, 9 et 10. Mais en considérant les fig. 5 représentant ce qu'il appelle le début de l'invagination, celle-ci devrait plutôt être interprétée comme une prolifération des cellules ectodermiques en un petit massif où apparaît ultérieurement une fente, partant de l'extérieur et donnant ainsi l'illusion d'une invagination.

Rappelons que DAVENPORT (1891, 4) dont il sera question plus loin, avait conclu à la formation du bourgeon de *Flustrella hispida* par invagination didermique de la paroi cystidiale (fig. 79).

F. LADEWIG (1899, 13) reprenant la même étude sur les *Bugula avicularia* parle également d'une *invagination*, mais celle-ci ne se manifeste qu'ultérieurement dans un massif provenant de la prolifération des cellules ectodermiques. Elle apparaît comme un *Einkerbung* de l'ectoderme et elle deviendra une cavité ouverte à l'extérieur par le "blastopore". La vésicule d'origine ectodermique se recouvre progressivement d'une couche continue de mésenchyme qui ne provient jamais de l'ectoderme dans la zone de l'invagination.

RÖMER O. en 1906 (17) étudiant le bourgeonnement des Gymnolémates confirme en les précisant les conclusions précédentes, notamment par son étude des *Alcyonidium mytili*.

Le bourgeon se constitue par prolifération des cellules ectodermiques qui, en ce point, deviennent cylindriques et se multiplient pour constituer bientôt un massif. Au fur et à mesure que celui-ci grandit, les cellules mésenchymateuses fusiformes ou amiboïdes, viennent le tapisser et former en son contact un épithélium continu. L'auteur déclare avoir

observé avec certitude la formation des cellules mésenchymateuses aux dépens de l'ectoderme, et des figures nettes montrent les phases de cette migration.

Ce n'est donc qu'ultérieurement que l'invagination se produit par l'apparition d'une petite lumière dans le massif. Cependant les figures de l'auteur ne montrent pas en quoi cette lumière dans le centre du massif serait une invagination.

Cette petite cavité se dilate si bien que le bourgeon devient une vésicule didermique close. D'après cet auteur le plafond de la vésicule n'est pas formé par l'ectoderme du cystide maternel, mais par un pont protoplasmique qu'envahissent progressivement des noyaux provenant de la région orale du feuillet interne (ectodermique) de la vésicule blastogénétique même.

Etudiant l'*Alcyonidium gelatinosum*, E. HERWIG (1913, 9) constate que la première ébauche provient de l'épaississement des cellules ectodermiques devenues fortement cylindriques à ce point blastogénétique. Ces cellules devenues très hautes se divisent et forment un massif ectoblastique recouvert de cellules mésodermiques lesquelles peuvent provenir, elles-mêmes, de l'ectoderme ainsi que le montre la fig. 1. Dans les fig. 3 et 4 le massif s'étant accentué, une petite lumière centrale apparaît. Ce serait pour cet auteur, comme pour RÖMER (17) le commencement de " l'Einstülpung ". Mais si le plafond de la cavité centrale est bien limité par un pont protoplasmique anucléé, comme l'indiquait RÖMER (17), ce pont est en continuité avec l'ectoderme. Secondairement dans ce pont, émigrent les noyaux des cellules ectodermiques avoisinantes et une délimitation se fait de telle sorte que l'ectoderme se reconstitue au-dessus de l'épithélium de la cavité centrale séparée donc de la cuticule par deux couches de cellules. Ces dispositions se présentent au moment où la vésicule se rétrécit en sa région orale par laquelle elle se rattache à l'ectoderme du cystide souche.

Quoique ces deux derniers auteurs parlent d' " Einstülpung ", il paraît bien que la première ébauche du bourgeon étant massive, c'est au centre de ce massif ectoblastique qu'apparaît la cavité par une ordonnance de ces cellules en un épithélium interne. La vésicule est close et didermique.

C'est bien d'ailleurs ce qu'admet FAULKNER (6), qui en 1933, a repris l'étude des bourgeons d'*Alcyonidium gelatinosum* dans un autre but, il est vrai.

Le bourgeon est un massif didermique, une masse interne provenant de la prolifération des cellules ectodermiques, et un revêtement méso-

dermique. Le polypide passe alors de l'état de masse solide à celui de masse creuse sans que l'auteur parle encore d'invagination.

Enfin, parmi les Gymnolémates, les *Paludicella* ont été l'objet de belles recherches de DAVENPORT (1891, 4) devenues classiques, admises et étendues par BRAEM (1914, 1).

DAVENPORT (4) a bien montré la formation de la nouvelle zoécie par évagination apicale de la paroi cystidiale adulte, immédiatement au-dessus de la région orale où vient s'ouvrir le polypide de cette dernière. Les cellules ectodermiques de la région apicale sont cylindriques, en prolifération et représentent la zone de croissance de la colonie. Les cellules ectodermiques sont cubiques partout ailleurs dans la digitation cystidiale, sauf au point germinipare. Là les cellules sont cylindriques et en prolifération. Elles forment un petit massif (fig. 4 et 5) qui se revêt de cellules mésodermiques constituant un épithélium lâche et amiboïde. Le massif se creuse et ainsi le bourgeon devient une vésicule didermique close.

Au point d'attache du polypide à l'ectoderme du cystide, existe un amas de cellules embryonnaires qui, d'après DAVENPORT (4), proviendrait de la larve et constituerait ainsi une réserve embryonnaire transmise de génération en génération. Cette conception fut ultérieurement développée par BRAEM; elle a été discutée et réfutée dans un travail précédent sur lequel nous ne reviendrons pas (1936, 2).

***Bowerbankia pustulosa.* (Ellis-Sol.)**

Nous avons pu obtenir les différents stades de la formation des zoécies par des coupes transversales et longitudinales de jeunes entre-nœuds en croissance tels que ceux représentés par les fig. 6, A, B, C.

Ainsi que nous l'avons dit précédemment, les deux rangées hélicoïdales de bourgeons sont quelque peu décalées. Les fig. 6, A, B, C, passant par la région médiane de 2 bourgeons placés côte à côte, montrent que l'un est toujours moins avancé que son conjoint.

On peut confirmer ce que l'observation in toto révélait : la formation de la zoécie commence par une petite élévation de l'ectoderme recouvert de la cuticule, sous la forme d'une petite pustule. Mais en ce même moment, les cellules ectodermiques correspondant au flanc externe et proximal de cette pustule s'épaississent et prolifèrent. Ainsi que le montre la fig. 6, les cellules ectodermiques deviennent cylindriques, puis, en se divisant, elles glissent l'une sur l'autre et forment dans la pustule cystidiale la première ébauche du polypide. En même temps la

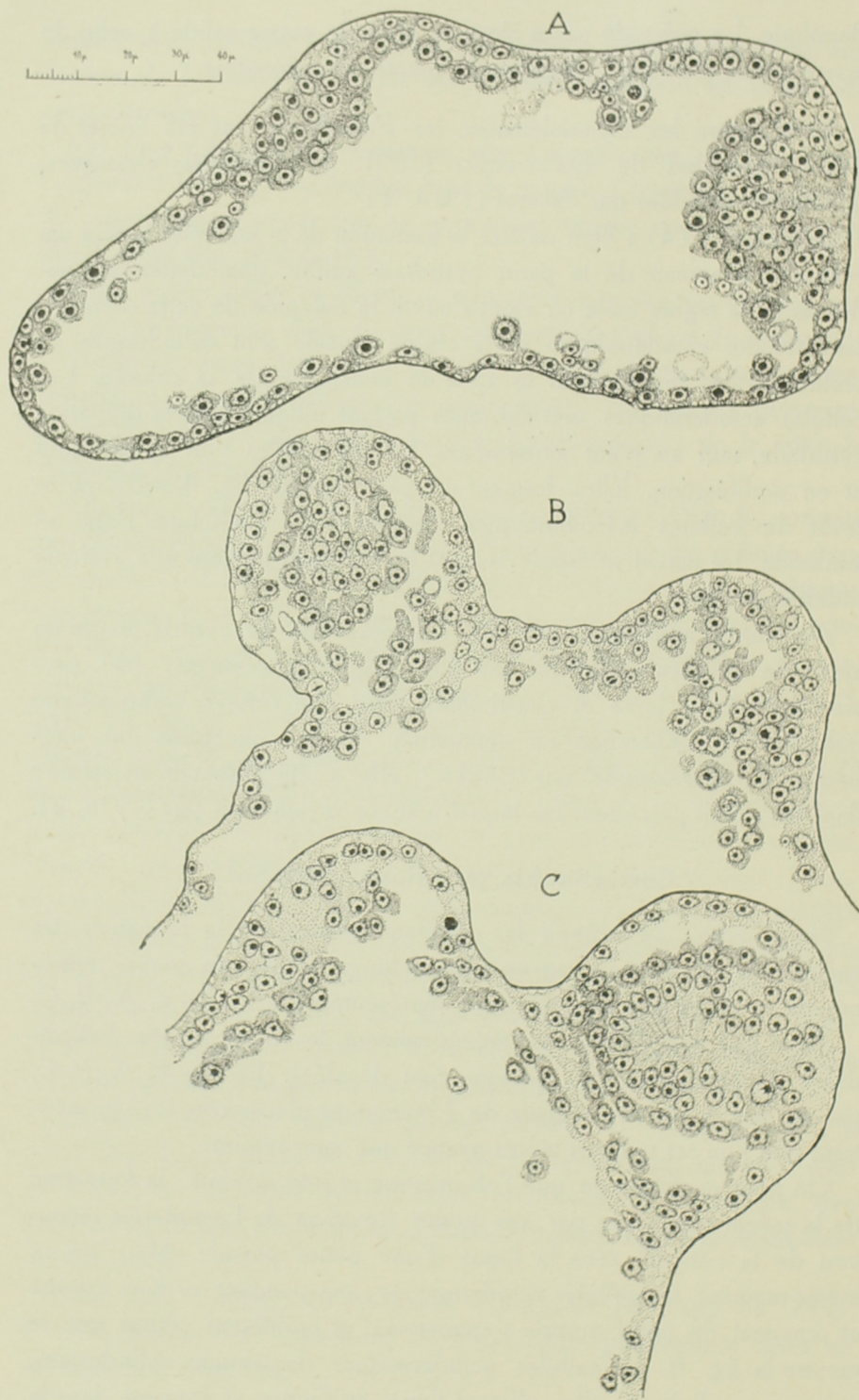


Fig. 6 A, B et C. — Coupe transversale d'un entozoïde en croissance de la région blastogénétique, montrant les bourgeons à différents stades de développement, depuis le stade massif, jusqu'au stade vésicule didermique (explication dans le texte).

la petite ampoule cystidiale se trouve envahie par les cellules mésodermiques désordonnées, fusiformes, amiboïdes provenant des travées mésenchymateuses descendues de la région apicale, le long de la paroi ectodermique à potentialité blastogénétique.

Ces cellules mésodermiques recouvrent le massif ectoblastique du bourgeon en formant progressivement une couche mésodermique continue.

Ainsi le bourgeon s'édifie dans une évagination cystidiale de l'ectoderme, il est massif et ectodermique. Au point où le massif blastogénétique se constitue, les cellules ectodermiques devenues cylindriques s'étirent et le noyau descend dans le cytoplasme. Le massif reste en continuité avec l'ectoderme ; mais la région supérieure du massif peut dans une coupe médiane ne pas renfermer de noyau. C'est peut-être cet aspect qui a donné lieu à l'interprétation du pont protoplasmique anucléé dont parlent RÖMER (17) et HERWIG (9). Cependant si, en général, les limites cellulaires ne sont pas toujours faciles à voir, cette portion supérieure du massif n'est pas autre chose que la portion distale de chaque cellule toujours nettement individualisée.

Les cellules mésodermiques au début de la formation du bourgeon sont désordonnées. Ce sont de grosses cellules embryonnaires à cytoplasme basophile, à noyau vésiculeux et à gros nucléole. Elles se distinguent très nettement des cellules du massif ectodermique qui tout en étant elles aussi embryonnaires, sont moins basophiles ; la taille de chacun de leurs éléments est plus petite. Il arrive fréquemment que ces cellules mésodermiques, rampant sur l'ectoderme du stolon à ce niveau blastogénétique, présentent de tels contacts avec ce dernier que l'on peut en admettre l'origine ectodermique par migration pareille à celle que RÖMER (17) et HERWIG (9) avaient décrite.

Au fur et à mesure que le massif ectoblastique du bourgeon grossit, l'épithélium mésodermique qui le recouvre se précise et la protubérance cystidiale qui le loge s'accroît. C'est ce que montrent les fig. 4, 6, A, B, C.

On voit l'épithélium mésodermique régulier, appliqué étroitement au massif interne. A partir de ce moment la distinction entre mésoderme et ectoderme devient moins nette, notamment dans la région orale où le massif reste attaché à l'ectoderme cystidial. Les cellules mésodermiques sont si étroitement appliquées à l'ectoderme qu'il serait difficile de déterminer l'origine et la formation des deux feuillets du

bourgeon massif si l'on n'avait pu en suivre l'évolution dans des stades précédents. Ceci expliquerait peut-être comment NITSCHKE (15) avait admis la formation du bourgeon exclusivement au dépens de l'ectoderme.

En dépit des apparences, et contrairement à ce que HERWIG (9) déclarait, je ne crois pas que ce soit en cette région orale du bourgeon que se fait la migration des cellules ectodermiques en cellules mésodermiques.

Les limites cellulaires sont difficiles à voir sur ce matériel, mais on ne peut en conclure à un syncytium. Dès que la cavité interne du bourgeon apparaît, l'allure épithéliale reprend très nettement.

Le bourgeon, ainsi que le décrivait HERWIG (9), de globuleux devient oblong, il s'allonge perpendiculairement à la cloison. Il est donc suspendu un peu obliquement dans la cavité cystidiale puisqu'il est fixé non au sommet de celle-ci, mais sur le flanc latéro-ventral.

La cavité cystidiale s'est accrue. Le cystide perd sa forme de dôme et s'allonge en une digitation. Il est encombré de cellules mésodermiques appartenant aux tractus descendant de la région apicale le long de la paroi blastogénétique, et en continuité avec le funicule colonial. L'ectoderme du cystide n'est pas encore recouvert sur sa face interne d'une couche continue mésodermique. Il n'y a d'épithélium mésodermique régulier qu'autour du massif du bourgeon. Bientôt le stade initial massif fait place au stade vésicule. La cavité apparaît sous la forme d'une fente perpendiculaire à la paroi ectodermique de la région orale du bourgeon. Cette fente s'ouvrira au centre du massif en même temps que les cellules du massif se disposent régulièrement en épithélium. La cavité oblongue est alors limitée par un épithélium interne régulier. Le bourgeon est devenu une vésicule didermique close. Il n'y a pas d'invagination. D'autre part, elle n'est pas limitée à sa région supérieure par un pont protoplasmique que FAULKNER (6) n'a pas non plus retrouvé chez l'*Alcyonidium*.

Dans la vésicule close, l'épithélium interne, continu, d'origine ectoblastique, est en contact avec l'ectoderme de la paroi cystidiale qui forme l'attache orale du bourgeon et qui, en s'épaississant, constituera la gaine infléchie portant les soies operculaires du cystide cténostomate.

Conclusions. Si l'on tient compte des travaux des auteurs signalés précédemment, surtout des dessins de préparations qu'ils ont eu l'occasion d'observer, et des observations au sujet de *Bowerbankia* que nous

venons de résumer, nous constatons que les processus de développement des zoécies se fait, en dépit de particularités secondaires, d'une façon uniforme chez les Bryozaires, Gymnolémates et Phylactolémates.

Le bourgeon est toujours une formation didermique ectomésodermique et dans sa phase initiale, il est massif. Il se constitue par prolifération des cellules ectodermiques au point blastogénétique de la paroi cystidiale ; ces cellules se sont accrues au préalable, devenant cylindriques, basophiles ; leur noyau se dilate, le nucléole grossit. Quoique dans la zone blastogénétique les cellules ectodermiques de la paroi soient déjà peu différenciées, leur caractère embryonnaire s'est donc accentué en même temps que leur pouvoir de division augmente.

Ce massif ectoblastique blastogénétique est recouvert de cellules mésoblastiques très grosses, basophiles et embryonnaires. Ces processus initiaux de la blastogénèse ont été signalés chez les Phylactolémates. Cependant les Gymnolémates diffèrent des Phylactolémates par le mode d'intervention du mésoderme. Chez les Phylactolémates, en effet, le feuillet pariétopleurale accolé à l'ectoderme est très important, très nettement différencié. Chacune des cellules porte d'ailleurs une brosse de longs cils dont les mouvements assurent la circulation du liquide plasmatique dans la cavité générale. Au point de la prolifération ectodermique blastogénétique, le revêtement mésodermique existe donc tout préparé, la seule modification qu'on y observe est la dédifférenciation des cellules mésodermiques qui deviennent très distinctes en leurs limites, très hautes, cylindriques, basophiles, embryonnaires.

Chez les Gymnolémates en général et les *Bowerbankia* en particulier, le revêtement de l'ectoderme par le mésoderme est bien plus lâche et notamment à l'endroit du bourgeonnement. Le feuillet mésoblastique du bourgeon ne se forme que progressivement en épithélium régulier par l'arrangement des cellules mésoblastiques venues du voisinage de la zone blastogénétique. Dans le cas de *Bowerbankia*, elles proviennent des cellules mésoblastiques descendant de la région apicale le long de la zone blastogénétique de la paroi du stolon en croissance. Il en résulte que le massif ectoblastique paraît nu à certains moments de son développement, et si l'on ne suit pas exactement toutes les phases de l'évolution du bourgeon, on pourrait s'imaginer que le revêtement épithélial interne de ce bourgeon n'est qu'une différenciation périphérique de ce massif ectoblastique. Le bourgeon pourrait être ainsi interprété comme étant uniquement d'origine ectoblastique ainsi que NITSCHÉ (15) l'avait admis.

La cavité centrale qui apparaît dans le massif n'est pas une invagi-

nation ectodermique. Lorsque le bourgeon s'allonge et prend la forme ovoïde, les cellules du massif ectoblastique d'abord irrégulièrement disposées se rangent en un épithélium interne double séparé par une fente. Celle-ci s'ouvre progressivement en une cavité. Le bourgeon atteint le stade vésicule close didermique.

Les processus initiaux du développement du bourgeon, le stade massif didermique, et le stade vésicule close didermique correspondent donc parfaitement chez les Gymnolémates et les Phylactolémates.

Diaphragme septal.

Au fur et à mesure que le bourgeon grandit, l'ampoule cystidiale où il est logé s'accentue. Les cellules ectodermiques sont en division, elles sont recouvertes de chitine. La cavité cystidiale passe de la forme de demi-sphère à celle d'une tubulure fermée à son bout apical et ouverte dans la cavité stoloniale.

Cependant très tôt, alors que le bourgeon est encore massif, le cystide s'isole progressivement du stolon par un septum basilaire.

La formation de ce septum se réalise bien comme l'ont représentée les dessins de DAVENPORT (1891, 4) et BRAEM (1914, 1), correspondant aux *Paludicella*.

Cependant, ce n'est pas une réelle inflexion des cellules ectodermiques qui le constitue à la façon d'un repli ectodermique dont parle DAVENPORT (4). Mais au niveau de la base du jeune cystide, les cellules ectodermiques émigrent vers la cavité générale, constituant un voile protoplasmique perforé en son centre. Les cellules ectodermiques qui forment ce voile se disposent ensuite en deux couches, un feuillet supérieur limitant la cavité cystidiale et un feuillet inférieur limitant la cavité stoloniale. Ces deux feuillets sont tapissés à leur tour de cellules mésodermiques encore disjointes. Entre les deux feuillets d'origine ectodermique apparaît une sécrétion de chitine. Le diaphragme septal est ainsi constitué. Lorsque le polypide est avancé dans son développement, le plexus mésodermique funiculaire partant de la base, traverse l'orifice central du diaphragme septal et se met en rapport avec le cordon funiculaire colonial du stolon. Les cellules ectodermiques, qui tapissent le bord de l'orifice du diaphragme, s'épaississent, prennent la forme de cônes dont les sommets convergent sur les bords du diaphragme. L'ensemble de ces cellules présente en coupe longitudinale la forme d'une rosette supérieure et d'une rosette inférieure autour de l'orifice du diaphragme septal. Ces cellules disposées en rosettes subissent une dégénérescence ; à leur place subsiste une substance baso-

phile prenant fortement l'hématoxyline, et qui recouvre en l'épaississant les bords chitineux de l'orifice central du septum ; en même temps cet orifice se réduit. C'est ce que montre la fig. 7. D'autre part les cellules mésodermiques recouvrant les feuillets ectodermiques septaux se sont

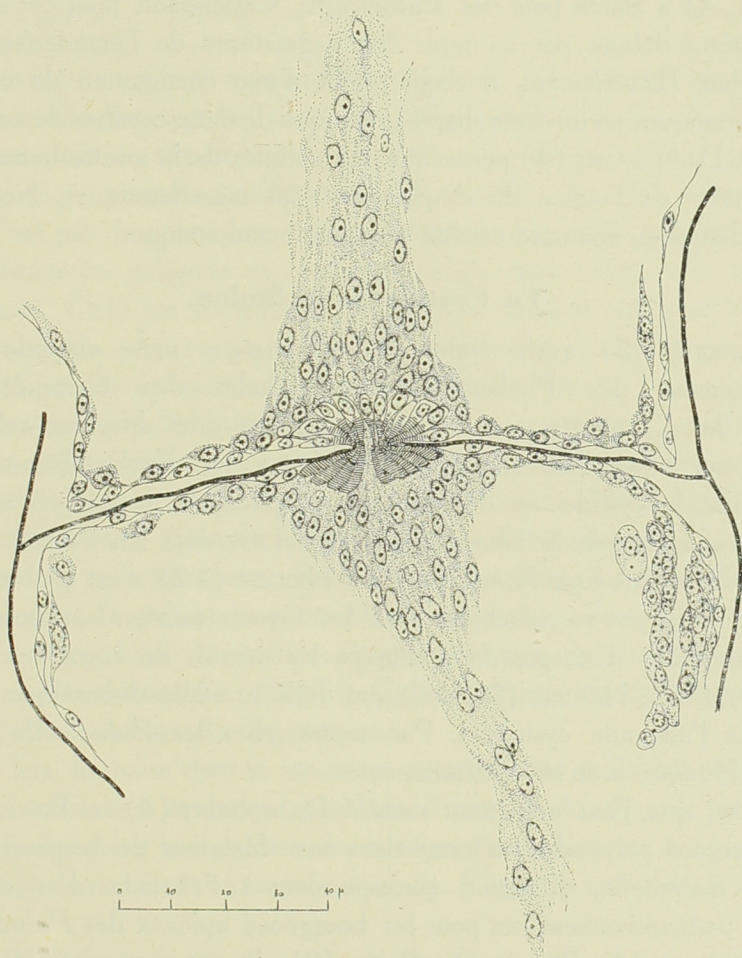


Fig. 7. — Formation d'un diaphragme septal (explication dans le texte).

accumulées et forment un double manchon partant du septum et s'élevant vers le tractus des cellules funiculaires. Le funicule, au niveau du diaphragme septal, semble donc s'épaissir et former une sphère de cellules mésodermiques que le septum coupe en deux hémisphères.

C'est cet épaississement funiculaire septal que FRITZ MÜLLER appelait le ganglion nerveux du funicule interprété par lui comme un système nerveux colonial.

La formation du diaphragme septal et ses rapports avec le funicule

du jeune cystide en formation sont identiques à ceux des diaphragmes septaux qui séparent les entrenœuds au fur et à mesure de la croissance apicale du stolon.

Les observations sur la formation du septum que nous venons de résumer correspondent dans les grandes lignes à ce que DAVENPORT (1891, 4) a décrit pour les *Paludicella*. Cependant, pour cet auteur, le système débute par un repli diaphragmatique de l'ectoderme, alors que chez *Bowerbankia*, il s'agit plutôt d'une immigration de cellules ectodermiques en un voile diaphragmatique de deux couches de cellules. Enfin, DAVENPORT (4) pense que les cellules de la rosette formées sur les bords de l'orifice du diaphragme sont mésodermiques. Nous les considérons au contraire comme d'origine ectodermique.

Le Cystide et le Stolon.

NITSCH (5) avait établi une distinction nette entre le bourgeonnement des Phylactolémates et celui des Gymnolémates. Chez les Gymnolémates l'apparition du cystide devance celle du bourgeon polypodial correspondant. Chez les Phylactolémates, au contraire, le cystide se délimite aux dépens de la paroi cystidiale maternelle, lorsque le bourgeon polypodial est déjà fort avancé. Cette distinction reprise par KORSCHOLT ET HEIDER (12) n'est pas valable, car les deux cas se présentent chez les Gymnolémates. Les bourgeons de *Bugula* et d'*Alcyonidium* d'après les dessins de LADEWIG (13), RÖMER (17), HERWIG (9), etc., sont déjà au stade didermique quand s'élève l'ampoule cystidiale. Par contre, chez les *Paludicella* et les *Bowerbankia*, il en est différemment.

Ainsi que l'ont nettement montré DAVENPORT (4), et BRAEM (1), le bourgeon polypodial se forme dans une dilatation de la paroi cystidiale maternelle, dilatation correspondant à l'ébauche d'un cystide. C'est particulièrement net pour les bourgeons apicaux des *Paludicella*, DAVENPORT (4), BRAEM, (1) BRIEN (2). Il en sera ainsi d'ailleurs pour toutes les formes de bourgeonnement de *Paludicella* si bien décrites par BRAEM (1914, 1), les bourgeons secondaires latéraux et médians, autant d'ailleurs que pour les bourgeons intercalaires, et les Kapselknospen.

Ici donc toujours, le bourgeon polypodial est logé dans un espace cystidial propre. Il en est de même ainsi que nous l'avons décrit précédemment pour *Bowerbankia*.

Cependant, il est difficile de dire si la dilatation cystidiale devance la formation du bourgeon, ou réciproquement ; de déterminer lequel de

ces deux phénomènes déclanche l'autre. L'ampoule cystidiale présente dès qu'elle apparaît, sur sa paroi externe postérieure, un épaissement ectodermique blastogénétique et une accumulation de cellules mésoblastiques.

*
* *
*

S'il existe un rapport morphogénétique entre la croissance du stolon et la formation des cystides, ainsi que nous l'avons signalé précédemment, on peut se demander, d'autre part, s'il n'existe pas un rapport morphologique entre le cystide et les entrenœuds du stolon ? Ces derniers n'ont pas de polypides mais ils bourgeonnent. Les cystides abritent chacun un polypide et constituent ainsi une zoécie non bourgeonnante. Chez les Stolonifera, les zoécies naissent sur le stolon et sont issues de celui-ci par bourgeonnement selon les processus que nous venons de décrire à propos de *Bowerbankia*.

Les colonies de Stolonifera sont dressées ou rampantes. Les formes dressées ont un stolon robuste, sur les entrenœuds duquel les zoécies sont généralement groupées, les *Vésicularia* et les *Bowerbankia* en donnent de beaux exemples. Sans doute les deux formes de colonies existent dans un même genre. Mais, dans l'ensemble, il paraît bien que les Stolonifera à stolons rampants et sur lesquels se dressent de place en place les zoécies disséminées et dont certains genres nous offrent des exemples (*Avenella*, *Farella*, *Cylindroecium*) représentent l'état primitif des colonies de Bryozoaires.

Dès lors, le stolon dont la structure essentielle se ramène à celle du cystide, aurait deux évolutions possibles. Il peut se développer, se renforcer, se dresser et bourgeonner des zoécies réparties sur les entrenœuds en groupements plus ou moins évolués. C'est le cas des *Vésicularidés*.

Mais il peut aussi régresser :

- a) Ou bien les zoécies deviennent libres, ne présentent plus que de petits stolons accrochant l'animal au support. Tel est le cas de *Mono-bryozoon ambulans* décrit récemment par RAMANE (1935, 16). Ce Bryzoaire solitaire enfoui dans le sable, possède de petits stolons basilaires terminés par des broches de fixation. Il est capable aussi de se déplacer entre les grains de sable, et de bourgeonner par la base ; c'est un Cténostomate Stolonifera. Il présente jusqu'à présent, dans l'ensemble du groupe des Bryozoaires, le cas unique mais vraiment remarquable d'une zoécie solitaire et libre.
- b) Ou bien il est absorbé, si l'on peut s'exprimer ainsi, par le cystide

qui le prolonge, en quelque sorte, comme les *Victorella* nous en donnent un exemple.

Les *Paludicella* sont bien intéressantes à ce dernier point de vue. Elles constituent des colonies de zoécies séparées par des diaphragmes septaux. La colonie peut être dressée ou rampante. La région orale de chaque zoécie se redresse quelque peu par rapport à l'ensemble de celle-ci et c'est dans cette région que se loge plus particulièrement le polypide. C'est-à-dire que chaque zoécie semble en fait avoir la valeur d'un entrenœud de *Stolonifera* ou plus exactement de l'entrenœud et du cystide confondus.

Cette interprétation se justifie par le pouvoir bourgeonnant des zoécies de *Paludicella*. Le bourgeon apical apparaît dans une digitation apicale de la cavité cystidiale, fort comparable à la région apicale de croissance prolongeant un stolon de *Stolonifera* (*Bowerbankia*). De plus, la zoécie présente encore, selon BRAEM (1914, 1) des bourgeons latéraux antérieurs et postérieurs, des bourgeons médians antérieurs et postérieurs, sans compter les bourgeons intercalaires et les Kaspelknospen (voir fig. I, BRAEM, 1914).

La zoécie de *Paludicella* a donc le pouvoir bourgeonnant d'un nœud stolonial; elle serait constituée par le cystide et l'entrenœud confondus.

Nous pourrions interpréter de la même façon le cystide des *Phylactolémates* en considérant l'une des formes qui paraît bien la plus primitive, les *Fredericella*. Ici, le lophophore, quoique sa formation embryonnaire dans un bourgeon polypodial soit à symétrie bilatérale, n'en reste pas moins circulaire dans son développement complet. D'autre part, les cystides sont isolés par des septa. Or, un tel cystide non seulement renferme le polypide mais les bourgeons polypodiaux. Ces bourgeons apparaissent selon une loi régulière suivant une zone médio-ventrale, de l'avant vers l'arrière (2). La zoécie se ramènerait donc, comme pour *Paludicella*, à une concentration en un seul élément du cystide renfermant son polypide et l'entrenœud stolonial bourgeonnant.

Chez les *Phylactolémates*, il est vrai, l'évolution se poursuivra en prenant pour type les *Plumatella* et les *Cristatella*, par confluence progressive des cavités cystidiales.

Par contre, chez les *Gymnolémates*, la délimitation des zoécies se renforce. La colonie est formée de zoécies naissant les unes des autres par bourgeonnement.

Chacune d'elle pourrait être interprétée comme ayant la valeur mor-

phologique de celle que nous avons définie pour les *Paludicella*, c'est-à-dire des zoécies où le stolon initial et bourgeonnant disparaît en s'associant au cystide polypodial. Le stolon n'a plus d'existence morphologique, mais a transmis à la paroi de la zoécie ainsi constituée sa propriété de bourgeonner de nouvelles zoécies. Ainsi s'expliqueraient pour les Cténostomes autres que les Stolonifera, les *Alcyonididae*, par exemple, mais aussi pour les *Cyclostomes* et les *Chilostomes*, les caractères bourgeonnants des zoécies constituant la colonie.

Cette interprétation justifierait la déclaration de LAMEERE (14), dans son *Précis de Zoologie* : " Les premiers Gymnolémates avaient probablement des colonies traçantes à cuticule simplement chitineuse, à orifice des loges arrondi et simple.

De ce type primitif, représenté peut-être par d'énigmatiques empreintes du Silurien inférieur, les *Cyclostomes* se seraient détachés par calcification des loges ; puis serait venue la différenciation des *Chilostomes* et des *Cténostomes*, aux dépens des formes ayant conservé un squelette purement chitineux " (p. 132).

Si, dans le groupe des Stolonifera, les stolons ont pu se renforcer pour constituer les formes dressées et ramifiées, dans les autres formes de Bryozoaires, ce stolon régresse, soit en laissant la zoécie libre et solitaire, soit en se confondant avec celle-ci pour former des zoécies bourgeonnantes, des colonies de *Phylactolémates* et de *Gymnolémates*.

Liste des auteurs cités

1. BRAEM, 1914. — Die Knospung von *Paludicella*. *Arch. f. Hydrobiologie und Planktonkunde*. Bd. 9 Stuttgart 1913, pp. 527-549, pl. XIV à XVI.
2. BRIEN P., 1936. — Contribution à l'étude de la reproduction asexuée des *Phylactolémates*. *Mélanges Pelseneer. Mémoires du Musée Roy. Hist. Nat. Belgique*, pp. 569-624.
3. CALVET L., 1900. — Contribution à l'histoire naturelle des Bryozoaires ectoproctes marins. *Thèses présentées à la Fac. des Sciences de Paris, Montpellier 1900*.
4. DAVENPORT C. B., 1891. — Observations on budding in *Paludicella* and some other Bryozoa. *Bull. Mus. Comp. Harv. Collège*, t. XXII n° 1, 1891, pp. 1-109, pl. I à XXII.
5. FARRE A., 1837. — Observations on the minute structure of some of the higher forms of Polypi with views of a more natural arrangement of the Class. *Philosoph. Trans. Roy. Soc. London 1837, Part. I*, pp. 391-401, pl. XX-XXI.

6. FAULKNER, 1933. — The relations between somatic and germ cells in the asexually produced polyps of the Polyzoan *Alcyonidium gelatinosum*. *Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, t. II, n° 63, 1933, pp. 225-369, pl. VII-VIII.
 7. HADDON A. C., 1883. — On Budding of Polyzoa. *Quart. Journ. microsc. Science*, 1883, pp. 516-555, pl. XXXVII et XXXVIII.
 8. HINCKS A., 1880. — History of British marine Polyzoa. *London. John Van Voorst*, 1880, p. 552, pl. 76.
 9. HERWIG E., 1913. — Beiträge zur kenntnis der Knospung bei den Bryozoen. *Arch. Natg. Berlin*. Bd. 79, Abt. A, Heft 12, pp. 1-24.
 10. JOLIET, 1877. — Contribution à l'histoire naturelle des Bryozoaires des côtes de France. *Paris, Arch. de Zool. exp. et gén.*, t. 6, pp. 193-304, pl. VI à XIII.
 11. JOHNSTON G., 1847. — History of British Zoophytes, 1847, *London, J. Van Voorst*, 2^{de} éd, pp. 377-380, pl. LXXII.
 12. KORSCHOLT ET HEIDER, 1910. — *Lehrbuch der Vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbellose Thiere*, 4^{te} Abschnitt : Ungeschlechtliche Fortpflanzung und Regeneration.
 13. LADEWIG FR., 1900. — Ueber die Knospung der ektoprokten Bryozoen. *Zeitschrift f. wiss. Zoologie*, Bd. 67, pp. 323-339, pl. XVIII.
 14. LAMEERE A., 1931. — *Précis de zoologie*, t. II, 1931.
 15. NITSCH H., 1875. — Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen. V. Ueber die Knospung der Bryozoen. *Zeitschrift f. wiss. Zool.*, Bd. 25, pp. 343-402, pl. XXIV à XXVI.
 16. RAMANE, 1936. — Monobryozoon Ambulans n. g. n. sp. ein eigenartige Bryozoen des Meeresandes. *Zoologischer Anzeiger*, Bd. 113, 7/8, pp. 161-167.
 17. RÖMER, 1906. — Untersuchungen über die Knospung, Degeneration und Regeneration von einigen marine Ektoprokten, Bryozoen. *Zeitschrift. f. wiss. Zool.*, Bd. 84, 1906, pp. 446-476, pl. XX-XXI.
 18. SEELIGER, 1890. — Bemerkungen zur knospenentwicklung der Bryozoen. *Zeitschrift. f. wiss. Zool.*, bd. 50, 1890, pp. 560-599, pl. XXV.
-